УДК 591.524.12(571.663)

Н. В. Вехов

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ СЕМЕЙСТВА DIAPTOMIDAE В ВОДОЕМАХ СУБАРКТИЧЕСКОГО РЕГИОНА ЕВРОПЫ

В статье подведены итоги многолетних исследований диаптомид разных подзон Субарктики, их внутризонального распространения и биотопического распределения в различных подзонах региона, резко отличающихся по характеру биотопических и абиотических факторов среды обитания.

Материал и методика. Материал собирали в 1972—1984* гг. на Кольском п-ве (здесь и далее в скобках указано число обследованных водоемов и собранных автором проб с диаптомидами — 126; 376), на западе Северного Притиманья (85; 254), в Малоземельской (163; 176) и Большеземельской (121; 657) тундрах, в пойме нижнего течения р. Печоры (49; 145); в бассейне верхнего течения р. Колвы (31; 76), на Полярном Урале (85; 456), Пай-Хое (43; 86) и о-ве Вайгач (28; 47). Подробно места сбора, методика обработки материала и проведения исследований указаны в наших более ранних работах (Вехов, 1978, 1979, 1980, 1982, 1983). Кроме того, использованы многочисленные имеющиеся литературные источники по зоопланктону региона. Описание субарктических водоемов и условий обитания в них ракообразных приведены в цитируемых ниже статьях.

В составе фауны веслоногих ракообразных субарктических водоемов Европы обнаружено 12 видов диаптомид: *Eudiaptomus gracilis* Sars, *E. graciloides* (Lilljeborg), *E. coeruleus* (Fischer), *Diaptomus glacialis* Lilljeborg, *Acanthodiaptomus denticornis* (Wierzejskii), *A. tibetanus* (Daday), *Arctodiaptomus acutilobatus* (Sars), *A. bacillifer* (Koelbel), *A. laticeps* (Sars), *A. wierzejskii* (Richard), *Mixodiaptomus theeli* (Lilljeborg), *M. laciniatus* (Lilljeborg).

Для европейского сектора Субарктики это аллохтонные виды. Почти все они — представители фауны умеренной зоны, в рассматриваемом регионе лежат крайне северные части их ареалов. Лишь *D. glacialis* — представитель американо-чукотского тундрового комплекса (западнее Северного Тимана он не найден). Подобный характер фауны диаптомид региона связан с уже послеледниковым его заселением видами умеренной зоны.

Основу фауны диаптомид региона (10 из 12 видов) составляют эвритопные формы. Несколько отличаются от них *E. gracilis* и *E. graciloides*. Они широко распространены в субарктическом регионе Европы, обитают в горных и равнинных ландшафтах, пойменных озерах глубиной более 3—4 м, где в течение безледного периода четко выражен временной отрезок с температурой выше 12—13°, от атлантического побережья Скандинавии до Уральско-Пайхойской гряды и Югорского п-ва включительно, образуя здесь обширную сплошную область своего ареала. Остальные диаптомусы имеют гораздо более ограниченные области распространения в Субарктике. Часть видов (*A. laticeps, A. denticornis, A. tibetanus, M. laciniatus*) ограничена только горными и предгорными ландшафтами Фенноскандии, Кольского п-ва, Северного Тимана и Уральско-Пайхойской гряды, иногда расселяясь по водоемам прилегающих участков равнинных тундр. Из них 2 последних характеризуются дизъюнктивным ареалом, населяя на западе водоемы севера Скандина-

вии (окр. национального парка Абиско) (Ekman, 1957; Nauwerck, 1980), Кольский п-ов (Печенгские тундры, Jahrnäfelt, 1930), предгорья Хибин и сами Хибины (наши данные), а на востоке — Полярный Урал и прилегающие участки востока Большеземельской тундры (наши данные; Вехов, 1982; Smirnov, 1930). *A. denticornis* населяет водоемы всех главных горных систем субарктического региона Европы — Хибины и Ловозерские тундры (наши данные; Макарцева, 1974), север Скандинавии (Nauwerck, 1980), северный Тиман и запад Северного Притиманья (наши данные) и Полярный Урал (наши данные; Вехов, 1983; Smirnov, 1930), а *A. laticeps* отмечен пока только в пограничных с бореальной зоной горных водоемах севера Скандинавии (Nauwerck, 1980).

Другие 4 вида *(D. glacialis, E. coeruleus, A. wiertejskii, M. theeli)* ограничены в своем распространении только равнинными ландшафтами, в том числе и прилегающими непосредственно к горным системам, Полярному Уралу и Пай-Хою. Последний из них не встречается западнее р. Пеши, а *A. wierzejskii* — западнее р. Печоры (единственное его обнаружение на побережье Кольского п-ва, (Рылов, 1930), объясняется, вероятно, заносом с востока, т. к. позже он ни здесь ни в других районах полуострова не отмечен). Распространение *D. glacialis* в регионе строго ограничено пределами последней трансгрессии Северного Ледовитого океана в послеледниковье. Он обитает на севере до побережья Северного Ледовитого океана; на юге от Тиманского берега до р. Коротаихи, примерно по 67° с. ш., восточнее р. Коротаихи южная граница расположена севернее и совпадает с таковой южных склонов Пай-Хоя. Его миграция из азиатской части страны происходила в период трансгрессии Северного Ледовитого океана в послеледниковье по приморской равнине; в дальнейшем он расселился по местам, освободившимся от моря.

Мы выделяем 4 района с разным составом населения диаптомусов:

— север Скандинавии и Кольский полуостров до 66° с. ш. (7 видов) — *E. gracilis, E. graciloides, A. denticornis, A. tibetanus, A. bacillifer, A. laticeps, M. laciniatus*;

— п-ов Канин, бассейны рек Пеши, Омы, Вижас, Снопы и Тиманская тундра (4 вида) — *E. graciloides, E. gracilis, A. denticornis, M. theeli*;

— Малоземельская тундра, запад Большеземельской тундры и бассейны рек Шапкиной, Лаи, Колвы (на юг до широты 65—66° с. ш.) (7 видов) — *E. graciloides, E. gracilis, D. glacialis, E. coeruleus, A. bacillifer, A. wierzejskii, M. theeli*;

— восток Большеземельской тундры, Полярный Урал и Югорский п-ов, прилегающая с юга полоса крайнесеверной тайги с южной границей примерно по широте Северного Полярного круга (11 видов) — *E. graciloides, E. gracilis, E. coeruleus, D. glacialis, A. denticornis, A. tibetanus, A. acutilobatus, A. bacillifer, A. wierzejskii, M. theeli, M. laciniatus*.

Наибольшее фаунистическое разнообразие двух последних районов объясняется рядом причин. Они были менее всего подвержены влиянию оледенений в ледниковый период (Последний ледниковый покров..., 1977), что определило более раннее освобождение территории от льдов и наибольшую продолжительность заселения гидробионтами из южных районов. Наличие здесь миграционных путей для водных беспозвоночных на север в виде рек — Печоры, связанной с Волжским бассейном, и Оби, по которым, согласно данным О. С. Зверевой (1969), шло расселение многих гидробионтов. Неоднократны значительные потепления климата и связанные с ними перемещения южных природных зон к северу (Елина, Лебедева, 1982; Никифорова, 1982). Кроме того, здесь в силу большей континентальности климата отмечен наивысший во всем регионе прогрев водной толщи при высоком уровне развития пищевых компонентов (Покровская, 1975; Пырина и др., 1976).

Значительная же бедность фауны диаптомид двух первых районов определяется противоположным состоянием упомянутых факторов —

длительное пребывание под мощными ледниками, неоднократные морские трансгрессии, более короткие сроки заселения данной территории мигрантами из материковых районов, отсутствие благоприятных миграций из более южных районов. Кроме того, этот район изолирован Балтийским и Белым морями. Неблагоприятной является экологическая обстановка из-за чрезвычайно развитых здесь процессов заболачивания, низкий pH (3,6—6,5), редко повышаясь до 7,0.

Закономерности широтного распространения диаптомид связаны в основном с температурным фактором. На континентальной суше и островах Северного Ледовитого океана севернее среднеиюльской изотермы +8° лимнические формы не обнаружены, т. е. крайняя северная граница их ареалов совпадает примерно с крайней северной границей субарктических тундр. Эта изотерма связана с уровнем прогрева водной толщи, продолжительностью безледного периода, т. е. с необходимыми температурными условиями для протекания метаморфоза, размножения, откладки яиц. Эти процессы реализуются только в озерах глубиной более 3—4 м разного происхождения, расположенных южнее среднеиюльской изотермы +8° (крайнесеверная тайга, лесотундра, субарктические тундры). Поэтому здесь они образуют сплошной ареал.

В водоемах Арктики отсутствуют лимнические диаптомиды *E. gracilis* и *E. graciloides* в связи с прогревом водной толщи в 1,5—2,5 раза меньшим, чем в пределах основного ареала. В наиболее северных широтах своего распространения у лимнических видов не изменяется биотопическая приуроченность, они заселяют те же биотопы и экологические типы водоемов (озера разного происхождения глубиной более 3—4 м непромерзаемые зимой до дна), что и на территории основной области распространения (Андроникова, 1971; Рылов, 1930; Филимонова, 1965). Если в пределах основного ареала оба вида совершают активные миграции в толще воды, в Субарктике они на всех стадиях развития в течение всего безледного периода концентрируются в наиболее прогретых слоях пелагиали (0—5 м) — в эпилимнионе и верхней части термоклина (температура воды здесь достигает 18—22°).

Остальные 10 видов в Субарктике населяют преимущественно или только всевозможные мелкие водоемы глубиной до 1,5 м, промерзающие зимой до дна. Они встречаются даже на юге арктических тундр. Крайний северный предел их распространения в целом примерно совпадает с изотермой июля +4° (северная граница арктических тундр). Прогрев водной толщи в населяемых ими мелких водоемах всегда на 3—8° выше, чем в озерах.

В субарктическом регионе, на крайнем севере ареалов, у ряда видов существенно изменяется их биотопическая приуроченность. Виды *E. coeruleus, A. acutilobatus, A. bacillifer, M. theeli*, обитающие в пределах основных ареалов в самых разных по глубине и экологической обстановке постоянных и временных водоемах (озерах, лужах, водохранилищах и т. д.) равнинных и горных ландшафтов (Kiefer, 1978), в Субарктике населяют только мелкие лужи и озера глубиной до 1,5 м, лучше других водоемов в регионе прогревающиеся до дна. Подобное изменение биотопической приуроченности рассматривается нами как своеобразная адаптация к максимальному использованию температурных условий для метаморфоза и реализации жизненных циклов. Другие виды (*A. tibetanus, A. denticornis, A. laticeps*), хотя и встречаются иногда в Субарктике в некоторых озерах глубже 3—4 м, как и на территории основного ареала, в основном характерны преимущественно для всевозможных мелких постоянных и временных водоемов глубиной до 1,5 м.

Андронникова И. Н. Зоопланктон оз. Красного в годовом цикле // Озера Карельского перешейка.— Л.: Наука, 1971.— С. 326—374.

Вехов Н. В. Биология веслоногих ракообразных тундровых водоемов. I. Озера // Биол. науки.— 1978.— № 9.— С. 52—58.

Вехов Н. В. Биология массовых видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных в связи с антропогенным воздействием на тундровые водоемы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1979.— 18 с.
Вехов Н. В. Биология веслоногих ракообразных тундровых водоемов. 2. Временные водоемы // Биол. науки.— 1980.— № 2.— С. 44—50.
Вехов Н. В. Фауна и особенности жизненных циклов веслоногих ракообразных подотрядов Cyclopoida и Calanoida арктических и субарктических водоемов Европы // Гидробиол. журн.— 1982.— **18**, № 2.— С. 18—25.
Вехов Н. В. Видовой состав низших ракообразных водоемов Полярного Урала // Биол. ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование. Второе региональное совещ. гидробиологов Урала: Тез докл.— Пермь, 1983.— Ч. 1.— С. 20—22.
Елина Г. А., Лебедева Р. М. Голоценовая динамика ландшафтных зон северо-запада Европейской части СССР // Развитие природы территори СССР в позднем плейстоцене и голоцене.— М.: Наука, 1982.— С. 148—154.
Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования.— Л.: Наука, 1969.— 279 с.
Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене.— М.: Наука, 1982.— С. 154—162.
Покровская Т. Н. Некоторые особенности продуцирования и накопления органического вещества в озерах северных ландшафтов // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах.— Новосибирск : Наука, 1975.— С. 90—95.
Последний ледниковый покров Европы.— М.: Наука, 1977.— 141 с.
Пырина И. Л., Гецен М. В., Вайнштейн М. Б. Первичная продукция фитопланктона озер Харбейской системы Большеземельской тундры // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры.— Л.: Наука, 1976.— С. 63—76.
Рылов В. М. Пресноводные Calanoida СССР.— Л.: Главнаука, 1930.— 288 с.
Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии. Беспозвоночные.— М.; Л.: Наука, 1965.— С. 111—146.
Ekman S. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der Nordschwedischen Hochgebirge // Zool. J. Abstract für Systematik.— 1904.— **21**.— S. 1—170.
Kiefer F. Frielebenden Copepoda.— Binnengewasser, 1978.— Bd. 26, teil 2.— 343 S.
Nauwerck A. Die verbreitung der Familie Diaptomidae Sars in Nordschweden // Arch. Hydrobiol.— 1980.— **89**, N 1/2.— S. 247—264.
Smirnov S. S. Über einige bemerkenswerte Copepoden aus dem Nordural // Zool. Anz.— 1930.— **87**, N 7/8.— S. 159—170.

Всесоюзный НИИ охраны природы
и заповедного дела Госкомприроды СССР (Москва)
Получено 06.01.86

УДК 594.3(477.8)

А. А. Байдашников

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Вертикальная поясность наземной малакофауны более или менее совпадает с вертикальной зональностью растительности. В Карпатах выделяют (Шеляг-Сосонко, Андриенко, 1985) следующие растительные пояса: предгорный пояс (450—550 м) с лесами из дуба обыкновенного и (местами) скального; нижний лесной пояс (до 1200—1300 м) с лесами из бука, пихты (в Закарпатье даже с чистыми бучинами) и выше ели; верхний лесной пояс (до 1500—1600 м) с еловыми лесами; субальпийский пояс (до 1800 м) с кустарниками ольхи зеленой, сосны горной и можжевельника сибирского; пояс альпийских лугов (выше 1800 м). В эту схему мы вложили собственные материалы, полученные на основании изучения наземной малакофауны Украинских Карпат и прилегающих территорий Закарпатья и Прикарпатья в 1982—1983 и 1985—1986 гг. (табл. 1). Литературные данные по вертикальному распределению наземной малакофауны этого региона весьма неполны (Bakowski, 1885).

Лесной тип растительности является основным в Карпатах. Поэтому подавляющее большинство моллюсков, населяющих коренные и условно коренные фитоценозы *, составляют обитатели лесов. Кальце-

* Вторичные растительные формирования населяют синантропы и виды, распространившиеся из-за образования искусственных редколесий и безлесных площадей (Байдашников, 1985).